

Не вдаваясь глубже в обсуждение вопроса о родственных отношениях трубконосых с отрядом чаек, все же считаю необходимым подчеркнуть этот интересный факт, объяснение которого, если полностью отбросить родство этих птиц, следует искать в наличии каких-то древних очень тесных экологических связей между отдельными группировками птиц. Вопрос о возможности перехода клещей при контакте птиц друг с другом и о приживании паразитов на несвойственном хозяине в данном случае не может вызывать сомнений, так как птицы обоих этих отрядов даже в современную эпоху имеют очень много общих черт по своим экологическим и морфологическим признакам адаптивного характера.

Наличие в фауне перьевых клещей трубконосых птиц представителей родов *Brephosceles*, *Ingrassia* и *Alloptes* указывает на какие-то (родственные, экологические) отношения этих птиц также с отрядами гагар (*Gaviiformes*), поганок (*Colymbiformes*) и куликов (*Charadriiformes*).

Вскрытые исследованием отношения перьевых клещей, в пределах отряда трубконосых и связи их с клещами из других отрядов птиц определяют место выявленной древней фауны среди других фаунистических комплексов, помогают понять пути их формирования и собрать косвенные данные для оценки правильности распределения птиц в последовательном линейном порядке отрядов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бинаки В. Л. 1913. Птицы, трубконосые. Фауна России и сопредельных стран, т. I, полутом II, СПб.: 490—979.
- Дубинин В. Б. В печ. Перьевые клещи птиц острова Врангеля. Сб. «Крайний Северо-Восток СССР», т. II.
- Дубинин В. Б. 1947. Перьевые клещи (Введение в их изучение). Диссертация. Зоол. инст. АН СССР.
- Козлова Е. В. 1947. Трубконосые. Фауна СССР. Птицы, т. I, вып. 3 : 86—125.
- Boisvert A. 1924. Revision des Genres *Megninia*, *Mesalges* et Genres voisins de la sous-famille des Sarcoptides plumicoles. Bull. Soc. Zool. France, 49 : 190—218.
- Berlese A. 1938. Acari, Myriapoda et Scorpionides hucusque in Italia reperta. Padova, fasc. 82—85.
- Brandt F. 1839. Beiträge zur Kenntniss der Naturgeschichte der Vögel. Mem Acad. Sci. St.-Petersburg, ser. VI, III—V : 1—100.
- Buchholz R. 1869. Bemerkungen über die Arten der Gattung *Dermaleichus*. Nova Acta Ac. Leop., Dresden (1870), 35 : 1—56.
- Canevini G. und P. Kramer. 1899. *Demodicidae* und *Sarcoptidae*. Das Tierreich, 7 : 1—193.
- Fürbringer M. 1902. Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulter-apparates und der Schultermuskeln. V. Vögel. Jenaische Ztschr. Naturw., 36 : 644—646.
- Gadow H. 1893. Vögel. Bronn's Klassen und Ordnungen der Thier-Reichs, Leipzig VI : 100—150.
- Godmann F. 1907—1910. A Monograph of the Petrels (Order Tubinarae). London : 1—381.
- Megnin P. et E. Trouessart. 1884. Les Sarcoptides plumicoles. Journ. de Micrographie, 8 (3) : 150—157.
- Peters J. 1931. Check-List of Birds of the World. Cambridge, I : 345.
- Pycraft W. 1910. Systematic Position of the Petrels. in: Godmann, Monogr. Petrels. : XV—XXI.
- Thompson G. 1936. Three new Genera of Mallophaga (Subfam. *Ethiopterinae*). The Annals and Magaz. of Nat. Hyst., London, ser. X, 18 (103) : 40—43.
- Trouessart E. 1915. Revision des Genres de la sous-famille des Analgesinae ou Sarcotides plumicoles. Bull. Soc. Zool. France, 15 (1) : 207—223.
- Trouessart E. et L. Neuman. 1888. Diagnoses d'espèces nouvelles de Sarcotides plumicoles. Bull. Sci. France et de Belgique, 19 : 336.
- Vitzthum H. 1929. Milben, Acari. Das Tierwelt Mitteleuropas, III (3) : 1—112.

Д. И. БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ

СТРОЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ПУХОЕДОВ В СВЯЗИ С ИХ ПИТАНИЕМ

Отдел паразитологии Зоологического института Академии Наук СССР.
Директор — акад. Е. Н. Павловский

ВВЕДЕНИЕ

Более ста лет тому назад вышла работа Ницша (Nitzsch, 1818), положившая начало систематическому изучению пухоедов. В ней классификация семейств и родов была дана на основании их внешней морфологии и анатомии. В качестве признака отличия для пищеварительного канала им была принята структура зоба. В первом семействе, обозначенном А и соответствующем современному подотряду *Ischnocera*, зоб представляет собой длинный боковой придаток пищевода, без тонкой шейки в роде *Philopterus* (= *Philopteridae*) и почти булабовидный, с тупой вершиной в роде *Trichodectes* (= *Trichodectidae*). Во втором семействе, обозначенном В и равнозначном подотряду *Amblycera*, зоб симметричный, не вытянутый или расширенный вбок. Эти признаки были подтверждены последующими исследованиями.

Сложившееся представление о строении пищеварительной системы пухоедов в общих чертах сводится к следующим положениям. Пищеварительный канал состоит из 3 основных отделов — передней кишки, средней, или собственно желудка, и задней. Как передняя кишка, так и задняя подразделяются на обособленные части. Передняя кишка начинается ротовым отверстием и за ротовой полостью образует глотку, обычно с разномы образом устроенным глоточным склеритом, и далее, в виде пищевода, направляется в грудь и заходит в брюшко. Пищевод *Amblycera* постепенно расширяется кзади и непрерывно переходит в зоб. У *Ischnocera* зоб является боковым, направленным назад выпячиванием пищевода, большим поперечным у *Philopteridae* и мешковидным, связанным с пищеводом узкой шейкой, у *Trichodectidae*. Передняя кишка короткой и узкой подзобной частью открывается в желудок. Она выстлана хитиновой кутикулой и снабжена сильно развитой мускулатурой. Зоб несет вооружение в виде зубов, шипов и волосков, являющихся производными кутикулы. Средняя кишка имеет форму удлиненной и суженной кзади трубки, обычно с 2 передними слепыми выростами (соеса). Она образована из эпителия и нежной мембраны, лишена хитиновой выстилки и обладает слабо развитой мускулатурой. В заднюю кишку, на границе ее со средней, впадают 4 длинных мальпигиевых сосуда, вздутых в основной части или нитевидных. Каждый сосуд состоит из слоя эпителиальных клеток, тонкой интимы и мембраны. Передний отрезок задней кишки, или тонкая кишка, составляет с задним отрез-

ком средней кишки колечкато или петлевидно изогнутую часть пищеварительного канала и переходит в ректальный пузырь. В полость этого расширения вдаются 3 пары округлых или удлинено-овальных ректальных желез. Прямая кишка открывается наружу анальным отверстием, расположенным дорзально от полового отверстия. Задняя кишка образована в своем переднем отрезке из клеточного эпителия, выстлана хитиновой кутикулой и снабжена сильно развитой мускулатурой. Имеются типически 2 пары слюнных желез, пара овальных «язычковых» и, у *Ischnocera*, пара зубных желез.

Мои исследования позволяют внести в современное представление о строении пищеварительной системы пухоедов некоторые изменения и дополнения. Они относятся, главным образом, к структуре зоба, этого основного систематического признака, и слюнных желез.

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Зоб, наполненный пищевой массой темного цвета, просвечивает слабо или светло пигментированные покровы тела пухоедов в виде темного пятна в области заднегрудного сегмента и брюшка. Он расположен по продольной оси тела, у *Ischnocera* нередко в косом направлении и часто справа налево. Однако у особей одного и того же вида зоб может лежать в разном направлении. Причины этого явления неясны, но у самок оно происходит, повидимому, также в силу чисто механического давления на орган развивающихся яиц. Нередко зоб простирается до последних сегментов брюшка.

У большинства исследованных мною видов *Amblycera* зоб представляет собой не простое расширение пищевода, а вполне обособленный отдел передней кишки. Если рассматривать строение передней кишки пухоедов *Trinoton* (табл. I, фиг. 1, 2, 3, 4), то нетрудно видеть, что у них пищевод (а) открывается в продольно вытянутый зоб (б), несколько отступая от его переднего конца. Этот конец или слегка выдается вбок и тогда явственно выделяет пищевод, или лежит под ним, вследствие чего создается впечатление о постепенном расширении и непрерывном переходе пищевода в зоб. Задний конец находится под средней кишкой, т. е. сверху не виден. Зоб наиболее широк в своей задней половине, и здесь от него на некотором расстоянии от заднего конца отходит короткая и узкая подзобная часть, или шейка передней кишки (г), открывающаяся в желудок. Таким типом строения зоба характеризуются, помимо *Trinoton querquedulae* (с *Anas acuta*, *A. platyrhyncha*, *Querquedula crecca*, *Mergellus albellus*) и *T. anserinum* (с *Anser anser*), *Menopon gallinae* (с *Gallus domesticus*) (табл. I, фиг. б), *M. nyrocae* (с *Nyroca ferina*), *M. ? meyeri* (с *Limosa limosa*), *M. rotundifrons* (с *Circus ae. aeruginosus*), *M. plegadis* (с *Plegadis falcinellus*), *Pseudomenopon tridens* (с *Fulica atra*), *Eomenacanthus stramineus* (с *Meleagris gallopavo*, *Gallus domesticus*), *Menacanthus cornutus* (с *Gallus domesticus*) (табл. I, фиг. 7), *M. gonophaeus* (с *Corvus corax*), *Myrsidea subaequalis* (с *Corvus corone sharpii*), *M. cucullaris* (с *Sturnus vulgaris*), *Colpocephalum decimfasciatum* (с *Ardea cinerea*), *C. subaequale* (с *Corvus frugilegus*), *C. flavescens* (с *Tinnunculus tinnunculus*, *Haliaeetus a. albicilla*), *Neocolpocephalum bicinctum* (с *Circus ae. aeruginosus*, *Neophron p. percnopterus*), *Actornithophilus patellatus* (с *Numenius arquata*), *A. spinulosus* (с *Limosa limosa*), *A. piceus* (с *Sterna hirundo*), *Laemobothrion cirsi* (с *Gyps f. fulvus*, *Buteo r. rufinus*, *Haliaeetus a. albicilla*) (табл. I, фиг. 5), *Eulaemobothrion nigrum* (с *Fulica atra*).

Стушеванную обособленность зоба, связанную с его ослабленной ригидностью, я наблюдал у ряда видов: *Gyropus ovalis* и *Gliricola porcelli* (с *Cavia cobaya*), *Tetrophthalmus titan* (с *Pelecanus onocrotalus*), *Menacanthus cornicis* (с *Corvus corone sharpii*), *M. mutabilis* (с *Sturnus vulgaris*), *M. pusillus* (с *Motacilla alba*), *Menacanthus* sp. (с *Merops apiaster*), *Ricinus frenatus* (с *Regulus regulus*), *R. dolichocephalus* (с *Oriolus oriolus*), *R. serratus* (с *Galerida cristata iwanowi*), *Ricinus tugarinovi* sp. n. (с *Terpsiphone paradisi turkestanica*). В этой группе видов зоб представляет собой как бы постепенно или внезапно вздутый мешок (табл. II, фиг. 7—5, 7—9). Простым устройством отличается только передняя кишка *R. nitidissimus* (с *Emberiza cia*). Она имеет форму узкой трубки, не образующей явственно выраженного зоба (табл. II, фиг. б). Таким образом, как правило, пухоедам *Amblycera* свойствен зоб как продольное обособленное расширение передней кишки. Обособленность зоба вообще несколько стушевается при сильном наполнении этого органа пищей. Вследствие наличия продольной складчатости или морщинистости зоб может сильно растягиваться и в наполненном состоянии принимает сигаровидную (*Trinoton*, *Laemobothrion*), бульбовидную, грушевидную (некоторые *Menacanthus* и *Ricinus*) или неправильно овальную форму (многие *Menoponidae*, *Gyropidae*). Слабую асимметрию формы зоба в родах *Liotheum* и *Gyropus* в свое время отметил лишь Ницш, который исследовал, как известно, 4 вида *Amblycera* — *Colpocephalum flavescens*, *Menopon gallinae*, *Myrsidea subaequalis*, *Gyropus ovalis* — и дал изображения пищеварительного канала первых 3 видов, опубликованные Гибелем (Giebel, 1874).

Принято считать, что среди *Ischnocera* зоб *Trichodectidae*, паразитов млекопитающих, принципиально отличается по строению от зоба *Phloptoridae*, паразитов птиц. Мои наблюдения не говорят за такое положение. Из пухоедов *Ischnocera* мною были исследованы *Phlopterus ocellatus* (с *Corvus corone sharpii*), *Ph. semisignatus* (с *C. corax*), *Ph. corvi* (с *Corvus frugilegus*), *Ph. guttatus* (с *Coloeus m. monedula*), *Ph. sturni* (с *Sturnus vulgaris*), *Ph. ruficeps* (с *Passer domesticus*), *Ph. subflavescens* (с *Coccothraustes coccothraustes humei*, *Rodopechys sanguinea*), *Penenirmus* sp. (с *Emberiza cia*), *Craspedorrhynchus macrocephalus* (с *Haliaeetus a. albicilla*), *C. naevius* (с *Aquila clanga*), *Aegypocetus neophron* (с *Neophron p. percnopterus*), *Ibidoecus bisignatus* (с *Plegadis falcinellus*), *Saemundssonina gonothorax* (с *Larus minutus*), *Anatoecus dentatus* (с *Anas platyrhyncha*), *Degeeriella discocephala* (с *Haliaeetus a. albicilla*), *D. jusca* (с *Circus cyaneus*, *Accipiter nisus*), *D. subcuspidata* (с *Coracias garrulus semenowi*), *D. uncinosa* (с *Corvus corone sharpii*), *Brüelia nebulosa* (с *Sturnus vulgaris*), *B. juno* (с *Coccothraustes coccothraustes humei*), *Upupicola upupae* (с *Upupa epops*), *Quadriceps perinsignis* (с *Chettusia gregaria*), *Rallicola fulicae* (с *Fulica atra*), *Gallipeurus heterographus* (с *Gallus domesticus*), *Falcolipeurus frater* (с *Neophron p. percnopterus*), *Pectinopygus longicornis* (с *Phalacrocorax carbo*), *Columbicola columbae* (с *Columba palumbus*), *Anaticola crassicornis* (с *Anas platyrhyncha*), *A. anseris* (с *Anser anser*), *Ardeicola ardeae* (с *Ardea cinerea*), *A. raphidia* (с *Plegadis falcinellus*), *Ornithobius* sp. (с *Anser anser*), *Goniodes damicornis* (с *Columba palumbus*), *G. dispar*, *Gonicotes hologaster* (с *Gallus domesticus*), *G. bidentatus* (с *Columba palumbus*), *Trichodectes melis* (с *Meles meles*), *T. canis* (с *Canis familiaris*), *T. equi* (с *Equus caballus*), *T. bovis* (с *Bos taurus*), *T. caprae* (с *Capra hircus*), *T. ovis* (с *Ovis aries*), *T. tibialis* (с *Capreolus capreolus*).

Я нахожу, что зоб *Trichodectidae* (табл. III, фиг. 2, 3) по типу своего строения не отличается от зоба *Phloptoridae* (табл. III, фиг. 1), а только своеобразно модифицирован. Именно он является таким же обособленным

образованием передней кишки, лишь сильно суженным на некотором протяжении в срединной части. Пищевод открывается, как у *Phlopteridae*, дорзально. В своей базальной части (1), за местом впадения пищевода, зоб более или менее расширен и изогнут кзади так, что не выступает столь явно вбок, как у *Phlopteridae*, и связан с желудком очень короткой и узкой подзобной шейкой передней кишки. Вместе с тем, базальная часть органа также несет хитиновое вооружение. Таким образом, интерпретация зоба *Trichodectidae* только как отшнурованного от пищевода мешка [Снодграсс (Snodgrass, 1899)] не соответствует действительной структуре этого органа. Зоб *Phlopteridae* постоянной формы, более или менее конусовидный, даже в спавшемся состоянии, тогда как зоб *Trichodectidae* нормально с почти булавоподобной дистальной частью, но, в связи со степенью наполнения и разными фазами сокращения мускулатуры, может принимать весьма причудливую форму (табл. III, фиг. 4—6; табл. IV, фиг. 1—4).

Факт, что зоб пухоедов часто снабжен, помимо разбросанных по всей его хитиновой кутикуле шипиков и волосков, особым вооружением, известен давно. Крамер (Kramer, 1869) отметил скопление шипов в базальной части зоба *Anaticola anseris* (*Ischnocera*, *Phlopteridae*), а Гроссе (Grosse, 1885) — группу кругообразно расположенных хитиновых зубцов у родов *Menopon*, *Trinoton*, *Tetrophthalmus* (*Amblycera*, *Menoponidae*) и заградительный аппарат в форме клапанов с пальцеобразными отростками у рода *Laemobothrion* (*Laemobothriidae*). Каммингс (Cummings, 1913), пополнивший сведения по этому вопросу, предполагал, что ряд хитиновых зубцов имеется у всех *Amblycera* и, в связи с нахождением зубцов при основании зоба, считал, что в этом подотряде преджелудок функционально присутствует. По мнению того же автора, среди *Ischnocera* пухоеды *Trichodectidae* в противоположность *Phlopteridae* лишены зобных шипов.

Так называемые зобные хитиновые зубцы представляют собой плоские и изогнутые, более или менее развитые и пигментированные пластинки. Их основания расположены на участке утолщенной кутикулы в передней части подзобной шейки. Эта слабо обособленная часть морфологически соответствует преджелудку (табл. V, фиг. 2, 4, m). Пластинки нависают над самым выходным отверстием, вдаваясь в зоб косо назад и образуют в совокупности частый, изогнутый *in situ* гребень (табл. V, фиг. 1), который при сокращении мускулатуры загораживает просвет органа. По своему устройству такое хитиновое вооружение, к примеру, совершенно отлично от хитиновых образований в преджелудке *Periplaneta orientalis* [Эйдман (Eidmann, 1924)], но напоминает гребни пластинок ситовидного аппарата хищных личинок *Chaoborus crystallinus* и *Cryophila lapponica* (Мончадский, 1940, 1945), препараты которых были любезно предоставлены мне для просмотра А. С. Мончадским.

В разных группах *Amblycera* гребень пластинок развит неодинаково. Но, сравнительно, он развит особенно слабо у ряда видов *Menacanthus* (*M. cornicis*, *M. mutabilis*, *M. pusillus* и др.) (табл. V, фиг. 8; табл. VI, фиг. 7). Я не нашел пластинок у *Ricinidae* ни на окрашенных тотальных препаратах зоба, ни на обработанных едким кали и вскрытых объектах. Складки выходного зобного отверстия бывают окаймлены различной длины щетинками, волосками или шипиками. Для *Tetrophthalmus titan* характерны 2 крупных и густых скопления волосков, расположенных на боках против гребня пластинок, ниже этого гребня заметны 2 маленьких боковых пучка окаймляющих волосков (табл. V, фиг. 3). У рода *Trinoton* имеется 2 больших боковых скопления окаймляющих щетинок (табл. V, фиг. 5). У предста-

вителей других родов *Menoponidae* — *Menopon*, *Eomenacanthus*, *Pseudomenopon*, *Myrsidea*, *Colpocephalum*, *Acternithophilus* — такие скопления щетинок или волосков маленькие (табл. V, фиг. 7). В родах *Laemobothrion* и *Eulaemobothrion* (*Laemobothriidae*) гребень пластинок отсутствует, но складки выходного отверстия дают многочисленные шиповидные отростки (табл. V, фиг. 6; табл. VI, фиг. 6). Форма и размеры хитиновых пластинок варьируют у представителей разных родов (табл. VI, фиг. 1—5). Но едва ли эти пластинки могут иметь существенное видовое значение, так как у близких видов, как, например, *Trinoton querquedulae* и *T. anserinum*, они практически не отличимы. Использование структуры хитинового вооружения в систематике *Amblycera*, мне кажется, возможно в качестве группового признака.

По типу вооружения *Ischnocera* резко отличаются от *Amblycera*. Для *Phlopteridae* характерно скопление рядов (из двух или нескольких) шипов на ограниченном участке в базальной части зоба, лежащих в поперечном направлении по отношению к продольной оси органа (табл. VI, фиг. 8). Эти шипы вообще сравнительно короткие, с расширенными основаниями, направлены вершинами назад и развиты в различной степени у разных видов (табл. VI, фиг. 9, 10). Длина шипов, например, у *Phlopterus ocellatus* приблизительно равна 0.0015—0.003 мм, а у *Ornithobius* sp. — 0.004—0.006. Упомянутое выше мнение Каммингса об отсутствии зобного вооружения в сем. *Trichodectidae* оказывается несостоятельным. У всех исследованных мною видов *Trichodectes* хитиновая выстилка зоба дает многочисленные продольные ряды мелких шипов (длина их для *T. melis* 0.0015—0.003 мм), расположенные, как у *Phlopteridae*, в базальной части этого органа, но на всей ее поверхности (табл. VI, фиг. 11, 12). На тотальных препаратах зоба ряды (из двух или нескольких) шипиков просвечивают в виде легких морщинок. Таким образом хитиновое вооружение неодинаково развито в разных группах *Amblycera* и отсутствует у *Ricinidae*; оба семейства *Ischnocera* с зобными шипами.

Слюнные железы (табл. VII, фиг. 1, 2, 4—7, 13) представляют собой парные комплексы двух различных по строению органов. В свое время Стриндберг (Strindberg, 1916) указал для *Gyropus ovalis* и *Gliricola porcelli* 1 пару желез, что он принял за первичное свойство, служащее также доказательством примитивности организации *Gyropidae*. Такое указание лишено основания, так как в действительности оба вида имеют по 2 пары слюнных органов. У *Amblycera* слюнные железы лежат в брюшной полости по бокам задней половины зоба и прикреплены нитями к слепым выростам или верхней части средней кишки. Можно принять, что форма желез внутренней пары (o) более разнообразна. Эти железы могут быть коротко или удлиненноовальными, бобовидными, почковидными или трубчатыми (*Menoponidae*, *Ricinidae*, *Gliricola porcelli*), шаровидными (*Gyropus ovalis*) или гребневидными (*Laemobothriidae*). Железы другой пары (n) также варьируют в размерах, даже у одной особи, но, повидимому, как правило, узко конусовидные или веретеновидные. Такую форму желез я наблюдал у многих видов *Menoponidae*, *Gyropidae* и *Ricinidae*. Поэтому вряд ли можно согласиться с тем, что в отношении слюнных органов виды *Amblycera* специализированы индивидуально, как это полагал Снодграсс. Вопрос о наличии второй пары слюнных желез у *Laemobothriidae* остается не вполне ясным ввиду отсутствия в моем распоряжении живого материала, но, видимо, она есть. Отмечу здесь, что на рисунке пищеварительной системы *Myrsidea subaequalis*, данном Ницшом (Гибель, 1874: 281, табл. XIX, фиг. 1), изображены 2 пары трубчатых образований. Одна из них явля-

ются веретеновидными слюнными железами, которые, по моим наблюдениям, не имеют завитых темножелтых концов, другая пара длинных бесцветных образований, рассматриваемых Снодграссом в качестве второй пары слюнных желез, представляет собой на самом деле пленки жирового тела. Слюнные железы внутренней пары у этого вида почти такой же формы, как у *Menopon gallinae* (табл. VII, фиг. 1).

У пухоедов *Ischnocera* слюнные железы расположены по бокам пищевода в месте его впадения в зоб. Они более однообразной формы, округло или удлинено овальные или шаровидные. К железам внутренней пары прилежат так называемые двоядерные клетки, хотя среди них встречаются редко и трехядерные. Грозди или цепочки таких клеток прикреплены к железам короткими тонкими нитями (табл. VII, фиг. 7—13, q). Количество прилежащих к железам клеток у особей одного и того же вида постоянно; я насчитывал, например, у трех *Gallipeurus heterographus* 8 и 10, 9 и 10, 7 и 11 клеток, а у трех *Goniodes dispar* 8 и 12, 9 и 10, 11 и 12. У личинки *Gallipeurus heterographus* последней стадии таких клеток в группах доходило до 13—15. Крамер приписывал этим клеткам слюнную функцию, но она, по мнению Гроссе, сомнительна, так как подобные клетки, группами из 2—6—8, связанные с жировым телом, встречаются в других частях тела. Действительно, я также находил у *Philopterae* и *Trichodectidae* сходные клетки, соединенные как с жировым телом, так и с мальпигиевыми сосудами. Снодграсс описал комплексы двоядерных клеток в качестве сложных зобных желез и изобразил их для *Trichodectes geomydis* и *Docophoroides taurus*. Но у всех из многих исследованных мною в этом отношении видов *Philopterae* и *Trichodectidae* я не мог обнаружить протоков, ведущих от этих комплексов в зоб. И мне кажется обоснованным допущение Нуттала и Кейлин (Nuttall и Keilin, 1921), что Снодграсс мог принять за такие протоки трахеи, нервы, мышечные фибры, настоящие слюнные протоки или, добавлю, соединительные нити. Двоядерные клетки, прилежащие к слюнным железам и рассеянные в других частях тела, имеются у вшей и считаются нефроцитами (Нутталь и Кейлин). Поставленные Е. Н. Павловским и мною ориентировочные опыты с инъекцией пухоедам *Goniodes dissimilis* аммиачного кармина показали, что двоядерные клетки хорошо поглощают краску. Судя по абсорбирующей способности этих клеток, можно думать, что они относятся к органам внутриклеточной экскреции. *Amblycera* (*Menoponidae*, *Gyropidae*, *Ricinidae*, *Laemobothriidae*) характеризуются наличием сплошных тяжей клеток, прилежащих к слюнным железам внутренней пары (табл. VII, фиг. 1, 2, б, p). У *Ricinidae* и *Laemobothriidae* такие тяжи с отростками (табл. VII, фиг. 3). Тяжи клеток являются, очевидно, гомологами групп двоядерных клеток *Ischnocera*, но функция их остается не известной. У *Gyropus ovalis* и некоторых видов *Menoponidae* я находил нити, отходящие от тяжей клеток к голове. Они заметно более тонкие, чем протоки слюнных желез и, повидимому, представляют собой нервы (табл. VII, фиг. 6, s). По отношению к окраске квасцовым кармином наблюдается резкая дифференциация. Железы внутренней пары хорошо воспринимают краску, тогда как железы другой пары, а также группы и тяжи клеток, мало чувствительны к ней (кроме ядер).

Средняя кишка, или собственно желудок, обычно наиболее расширена вначале и постепенно сужена кзади. Впереди она образует 2 слепых боковых выступа, или соеса. Степень развития этих выступов, конечно, может быть частично ступенчата в зависимости от наполнения желудка, но общее впечатление таково, что они развиты в разных группах неодинаково. Так,

например, среди *Amblycera* соеса слабо развиты у *Gyropidae*, некоторых *Menoponidae*, *Ricinidae* (у *R. nitidissimus* даже отсутствуют) и сильно — у *Laemobothriidae* и некоторых *Menoponidae*.

Размеры зоба и желудка у особей одного и того же вида изменчивы в связи с величиной тела, степенью наполнения органов и различными фазами сокращения их мускулатуры. В табл. I приводится средняя длина зоба и желудка для нескольких видов пухоедов. Измерения сделаны на фиксированных жидкостью Карнуа и окрашенных квасцовым кармином расплавленных препаратах. Зоб измерялся по продольной оси, желудок — по срединной линии от переднего края соеса до места впадения мальпигиевых сосудов.

Допуская весьма относительное значение измерений для органов, способных к сокращению и расслаблению, можно все же отметить при сравнении полученных величин значительную длину зоба, часто превышающую длину желудка.

Как известно, пухоеды характеризуются неполным метаморфозом. Их личиночная фаза по общему строению нерезко отличается от взрослой фазы. В частности, структура ротовых частей не претерпевает в процессе метаморфоза принципиальных изменений, и тип питания личинок и взрослых насекомых одинаков. Соответственно пищеварительная система личинок и взрослых пухоедов оказывается морфологически сходной. Мною были исследованы личинки разных стадий *Menacanthus cornutus*, *Gallipeurus heterographus*, *Philopterus ocellatus*, *Ph. corvi*, *Ricinus frenatus*, *R. serratus*, *Trichodectes caprae*. И я нахожу, что развитие пищеварительной системы личинок выражается только в росте, явление же постэмбрионального формообразования, что наблюдается, к примеру, в отношении половой системы личинок самца и самки, отсутствует.

В результате исследования пищеварительной системы пухоедов я прихожу к заключению, что отмеченные ранее черты расхождения по структуре зоба между *Amblycera* и *Ischnocera*, а в последнем подотряде между *Philopterae* (паразитами птиц) и *Trichodectidae* (паразитами млекопитающих) не соответствуют действительности. План строения пищеварительной системы *Amblycera* и *Ischnocera* в принципе сходен, зоб как обособленная часть передней кишки является общим признаком для обоих подотрядов. Зоб как обособленное поперечное расширение передней кишки представляет собой принципиально общий признак для обоих упомянутых семейств *Ischnocera*. Структурные особенности пищеварительной системы могут быть даны для крупных систематических категорий, подотрядов и семейств, в следующей форме:

Amblycera. Зоб обычно в виде обособленного продольного расширения передней кишки. Провентрикулярное хитиновое вооружение обычно имеется. Слюнные железы варьируют по форме, с прилежащими тяжами клеток. Соеса желудка более или менее развиты или отсутствуют.

Сем. *Menoponidae*. Хитиновое вооружение в виде гребня пластинок, складки выходного отверстия зоба с щетинками, волосками или шипиками. Слюнные железы внутренней пары коротко или удлинено бобовидные или почковидные, прилежащий тяж клеток простой. Соеса желудка более или менее развиты.

Сем. *Laemobothriidae*. Хитиновое вооружение в виде шиповидных отростков складок выходного отверстия зоба. Слюнные железы (? внутренней пары) гребенчатые; прилежащий тяж клеток с отростками. Соеса желудка сильно развиты.

Таблица I

В и д ы	Средняя длина	
	зоба	желудка
<i>Menopon gallinae</i> , ♂	0.40	0.49
» » ♀	0.52	0.58
<i>Menacanthus cornutus</i> , ♂	0.45	0.51
» » ♀	0.61	0.83
<i>Trinoton querquedulae</i> (с <i>Anas acuta</i>), ♂	1.76	1.27
<i>Philopterus semisignatus</i> , ♀	1.02	0.77
» <i>corvi</i> , ♂	0.86	0.71
» <i>subflavescens</i> (с <i>Coccothraustes coccothraustes humei</i>), ♀	0.76	0.66
» <i>ruficeps</i> , ♀	0.63	0.91
<i>Degeeriella fusca</i> (с <i>Circus cyaneus</i>), ♂	0.70	0.56
<i>Quadriceps perinsignis</i> , ♂	0.67	0.52
» » ♀	0.84	0.71
<i>Gallipeurus heterographus</i> , ♂	0.99	0.65
» » ♀	1.17	0.81
<i>Goniodes dispar</i> , ♂	0.76	0.69
» » ♀	1.12	0.83
<i>Goniocotes hologaster</i> , ♀	0.56	0.38
<i>Trichodectes canis</i> , ♀	0.87	0.72
» <i>bovis</i> , ♀	0.67	0.40
» <i>ovis</i> , ♀	0.95	0.71
» <i>caprae</i> , ♀	0.75	0.77

Сем. *Ricinidae*. Хитиновое вооружение (и иногда зоб) отсутствует. Слюнные железы внутренней пары бобовидные или трубчатые, прилежащий тяж клеток с отростками. Соеса желудка слабо развиты или отсутствуют.

Сем. *Gyropidae*. Хитиновое вооружение в виде гребня пластинок. Слюнные железы внутренней пары шаровидные или удлинено овальные, прилежащий тяж клеток простой. Соеса желудка слабо развиты.

Ischnocera. Зоб в виде обособленного поперечного расширения передней кишки, с базальными шипами. Слюнные железы однообразны по форме, более или менее овальные или шаровидные, с прилежащими гроздьями или цепочками клеток. Соеса желудка умеренно или слабо развиты.

Сем. *Philopteridae*. Зоб конусовидный, поперечные расширения расположены на ограниченном участке его базальной части.

Сем. *Trichodectidae*. Зоб мешковидный, с шейкой, дистальная часть почти булабовидная, продольные ряды шипов расположены на всей поверхности его базальной части.

Принято считать, что пищеварительная система пухоедов и вшей морфологически сходна. В целях сравнения я исследовал вшей *Haematopinus tuberculatus* (с *Bos bubalus*), *H. suis* (с *Sus scrofa domestica*) и *Linognathus stenopsis* (с *Capra hircus*). Оказывается, в этих 2 родах вшей строение передней кишки не одинаково. У *Haematopinus* передняя кишка образует мешковидное зубное расширение (табл. IV, фиг. 5, b), у *Linognathus* тонкий пищевод открывается непосредственно в желудок (табл. IV, фиг. 6). Можно сказать, что морфологическое сходство пищеварительного канала наблюдается у вшей и пухоедов *Ricinidae* и некоторых *Menacanthus*. Вместе с тем интересно, что пищеварительный канал бескрылого сеноеда *Troctes divinatorius* (табл. IV, фиг. 7), а равно *Psocus pulsatorius* (Ницш, 1821 : 277, табл. II, 1), по своей структуре напоминает пищеварительный канал *Ricinus nitidissimus* и *Linognathus stenopsis*. У этих сеноедов передняя кишка представляет собой также узкую трубку, без явственного зубного расширения, и соеса желудка не развиты.

ПИТАНИЕ

В своей работе «*Mallophaga* с птиц Барабинских озер (II)» я привел результаты личных наблюдений над питанием птичьих пухоедов. С тех пор дополнительно были исследованы тем же способом выборочного вскрытия указанные выше виды *Amblycera* и *Ischnocera*. В отношении птичьих пухоедов анализ содержимого зоба подтверждает мое прежнее мнение об их питании и расширяет круг кровососущих форм. За исключением видов *Ricinus* и *Menacanthus* (кроме *Menacanthus cornutus*) все остальные исследованные виды нормально питаются пером. Лишь в двух случаях, у личинки *Trinoton querquedulae* (с *Querquedula crecca*) и взрослого *Laemobothrion circi* (с *Buteo r. rufinus*), содержимое зоба состояло из частиц пера и крови и у нескольких взрослых *Myrsidea cucullaris* — из крови.

Зоб только что собранных пероядных пухоедов обычно сильно наполнен частицами пера, которые лежат в виде компактного пакета по продольной оси органа. Пухоеды поедают большей частью пуховидные лучи (radii). Бородки (rami) я встречал у немногих видов, например у *Actornithophilus spinulosus*, *Philopterus ocellatus*, *Ardeicola ardeae*, *Laemobothrion circi*, *Ornithobius* sp., и они часто, а иногда и преимущественно, попадались у *Trinoton querquedulae*. Как видно из табл. 2, длина частиц пера, находящихся в зобу, заметно варьирует. Сравнение максимальной длины частиц и длины зоба показывает, что фрагменты пера могут быть лишь немного короче самого органа.

Я не находил в пищеварительном канале частиц пера или их остатков ни у взрослых, ни у личинок всех исследованных видов *Ricinus* и *Menacanthus*, за исключением *Menacanthus cornutus* и 2 из 20 особей *M. gonophaeus*. Содержимое зоба представляло собой кровь или, иногда, беловатые комочки органических частиц. Эти пухоеды, несомненно, являются регулярными кровососами. Они обитают предпочтительно на коже жояев и своими острозубчатыми мандибулами могут легко повредить тонкий эпидермис. Сам по себе факт нахождения в зобу крови указывает на то, что устройство и механизм действия рото-глоточного аппарата свободно допускает поступление жидкой пищи. У *Ricinidae* сильно развиты верхнегубные лопасти, действующие как присоски. И очень вероятно, что шиповидные отростки, расположенные близ основания щупиков, служат *Menacanthus* также для лучшей фиксации во время питания.

Что касается пухоедов млекопитающих, то *Gyropidae* и *Trichodectidae* нормально волосом не питаются. Судя по результатам анализа содержи-

Таблица 2

Сравнительные размеры пищевых частиц и длина
зоба (в мм)

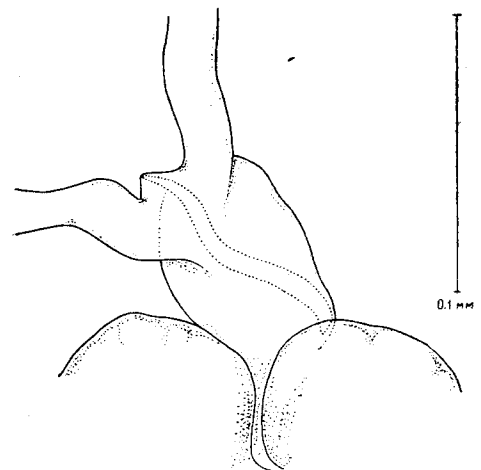
В и д	Длина частиц пера		Длина зоба
	миним.	максим.	
<i>Menopon gallinae</i> , ♀	0.03	0.39	0.45—0.60
<i>Pseudomenopon tridens</i> , ♂	0.02	0.34	0.39
<i>Menacanthus cornutus</i> , ♀	0.02	0.43	0.61—0.62
<i>Eomenacanthus stramineus</i> (с <i>Gallus domesticus</i>), ♂	0.02	0.61	0.92
<i>Myrsidea subaequalis</i> , ♀	0.02	0.49	0.74—0.90
<i>Actornithophilus spinulosus</i> , ♀	0.02	0.67	0.72—0.80
<i>Trinoton querquedulae</i> (с <i>Anas acuta</i>), ♀	0.02	1.83	1.86—2.02
<i>Laemobothrion circi</i> (с <i>Buteo r. rufinus</i>), ♀	0.02	3.23	3.55
<i>Philoapterus ocellatus</i> , ♀	0.02	0.81	0.97—1.07
» <i>semisignatus</i> , ♀	0.03	0.75	1.06
<i>Ornithobius</i> sp., ♀	0.03	1.11	1.68
<i>Ardeicola ardeae</i> , ♀	0.02	1.00	1.15

мого зоба, эпидермис (и выделения кожи) составляет их основную пищу. Такая диета стоит в соответствии с образом жизни этих паразитов. Они обычно локализируются в шерсти у самой кожи хозяев, и пухоедов *Trichodectes* (*T. bovis*, *T. caprae*, *T. ovis* и др.) можно видеть нередко даже как бы «полузарывшимися» головой в отслаивающийся эпидермис. Ни у одного вида я не обнаруживал крови и хотя находил иногда частички волос в зобу *T. caprae* (1 из 18 особей), *T. ovis* (4 из 22), *T. tibialis* (3 из 13), но ни в одном случае они не составляли пакета, подобного пакету лучей или бородок в зобу пероядных пухоедов. Попадались лишь единичные фрагменты или несколько (в одном случае у *T. ovis* свыше 10) частиц волос. Их длина по сравнению с длиной зоба незначительна, эти величины соответственно выражаются для *T. caprae* как 0.03—0.15 мм и 0.60—0.8 мм, для *T. ovis* — 0.05—0.15 мм и 0.7—1.2 мм и для *T. capreolus* — 0.19—0.39 мм и 0.9—1.0 мм.

В зобу пухоедов часто встречались органические и неорганические частицы, природу которых ближе установить не удалось. Попадание таких частиц вместе с основной пищей вполне понятно, поскольку поверхность кожи или перьев бывает покрыта наносной «пылью». Минеральные частицы я находил иногда в заметном количестве, например у *Ornithobius* sp., *Trichodectes ovis*, *T. caprae*, *T. bovis*, *T. melis*, причем у видов *Trichodectes* не только в зобу, но также в желудке и задней кишке. Очевидно пухоеды могут захватывать все, что попункту встречается им на пищевом субстрате. Для иллюстрации их «всеядности» небезинтересно сослаться на находки хитиновых остатков, повидимому, взрослых *Goniocotes compar* в зобу самки *Goniodes damicornis* (с *Columba palumbus*) и *Colpocephalum flavescens* у самки

Laemobothrion circi (с *Haliaeetus a. albicilla*), нежных хитиновых фрагментов бескрылого насекомого у самки *Ornithobius* sp. и личинки нематоды в зобу самки *Trichodectes caprae* (см. рис.).

В общем, результаты моих прежних и настоящих наблюдений над питанием пухоедов могут быть сведены к следующим положениям. Основной пищей пухоедам служат кожные дериваты и кровь. Птичьи *Ischnocera* и многие *Amblycera* (многие *Menoponidae*, *Laemobothriidae*) нормально питаются пером. Кровь встречается почти исключительно у *Amblycera*. Питание кровью в одних случаях зависит, возможно, от наличия у хозяина ран или иных поврежденной кожи, т. е. носит пассивный характер, в других случаях связано с активным воздействием самих паразитов на кожу хозяина. Кровь и кожные частицы относятся к регулярной пище всех исследованных *Ricinidae*, некоторых *Menacanthus* и *Tetrphthalmus tilan* (в период пребывания в подглоточном мешке хозяина). Из пухоедов млекопитающих *Gyropidae* и *Trichodectidae* нормально питаются эпидермисом (и выделениями кожи).



Базальная часть зоба самки *Trichodectes caprae*. Просвечивает заглоченная личинка нематоды.

Питание пухоедов тесно связано с их образом жизни. Большое постоянство диеты наблюдается как у птичьих *Ischnocera*, обитающих постоянно на перьях, и *Amblycera*, живущих предпочтительно на коже, так и у *Gyropidae* и *Trichodectidae*, локализирующихся в шерсти близ кожи. Смешанное питание может быть свойственно птичьим *Amblycera*, обитающим преимущественно в нижней, суперкутанной, зоне оперения. По этим соображениям я думаю, что питание эпидермисом и кровью более широко среди *Amblycera*, чем это известно к настоящему времени. В этой связи интересен тот факт, что *Trimenopon jenningsi*, паразит *Cavia cobaya*, уже отмечен в качестве регулярного кровососа [Эйхлер (Eichler, 1939)]. Было бы очень желательное исследование питания представителей таких родов как, например, *Voopia* и *Heterodoxus*, из пухоедов млекопитающих, *Eureum* и *Ancistrana*, из птичьих пухоедов.

У ряда пероядных видов я мог проследить по сериям препаратов зоба различные состояния пищевой массы, начиная от пакета фрагментов лучей и бородок и кончая кашицеобразной массой мельчайших частиц, заполняющей весь орган. Было очевидно, что фрагменты пера распадаются в зобу на составляющие их отрезки и затем на очень мелкие, бесформенные и как бы «мацерированные» частички. Только такие частички обычно встречаются в подзобной части передней кишки и в желудке. Все же здесь, а также в задней кишке иногда попадались отдельные отрезки лучей или бородок. Я находил их, например, у *Pseudomenopon tridens*, *Philoapterus*

ocellatus, Ph. *subflavescens* (с *Coccothraustes coccothraustes humei*). В этих случаях длина частиц равнялась примерно 0.04 мм для первых 2 видов и 0.01 мм для последнего вида. Из зоба в желудок поступает уже измененная, сильно измельченная пища. Совершенно ясно, что у пухоедов зоб служит не только временным резервуаром для пищи, но в нем происходит необходимая предварительная ее обработка в гомогенную массу. Такая обработка, разумеется, не может быть чисто механической благодаря, с одной стороны, эластичности и крепости лучей и бородак и, с другой, отсутствию соответствующих специальных образований. Она совершается под действием секрета слюнных желез, по крайней мере поскольку функция «язычковых» желез еще не известна.

Надо сказать, что физиология и механизм пищеварения у пухоедов вообще мало изучены. Как показали исследования, у некоторых насекомых обработка пищи в зобу происходит также за счет поступающих туда пищеварительных соков желудка. Это установлено, в частности, наблюдениями *in vivo* над обладающими фильтрующим хитиновым аппаратом личинками *Chaoborus* (Мончадский, 1945). Поэтому, мне кажется, что при дальнейших исследованиях возможность такого переднекишечного пищеварения у пухоедов должна быть принята во внимание. Во всяком случае, в зобу имеется пищеварительный секрет, как это Крамер показал для *Anaticola anseris*. По мнению Гроссе, у птичьих *Amblycera* частицы пера в зобу смягчаются и растворяются. Уотерстон (Waterston, 1926) считает, что у птичьих *Ischnocera* расщепление фрагментов пера обусловливается перистальтическими движениями зоба, при которых его содержимое проталкивается вперед, перетирается базальными шипами и затем поступает в желудок. Вряд ли можно согласиться с тем, что мелкие шипы, расположенные на небольшом участке интимы объемистого зоба, могут разбивать на маленькие частички эластичные и крепкие лучи и бородаки. Это тем более сомнительно, что у пероядных *Amblycera* специальных образований для перетирания пищи нет, как нет их и в дистальной части зоба у *Trichodectidae*, где происходит первичная обработка кожных дериватов. Я думаю, что предварительная механо-химическая обработка пищи совершается под влиянием пищеварительного фермента (слюнных желез) и перистальтических движений зоба, при которых распадается масса переминается и перемешивается, роль же базальных шипов в этом процессе побочная. Скопления обработанных пищевых частиц могут быть в разных участках зоба или все его содержимое представляет собой кашицеобразную массу. Это не говорит в пользу допущения Каммингса (1913), что упомянутые шипы помогают удалению пищи, скапливающейся в области их расположения. Продвижение пищи, мне кажется, должно вполне обеспечиваться работой сильно развитой мускулатуры органа. Имея в виду расположение и направление базальных шипов, можно предполагать, что они являются своеобразным заградительным вооружением, препятствующим при сокращениях мышц прохождению в желудок крупных пищевых частиц.

Как было указано выше, хитиновый гребневидный аппарат *Amblycera* прикрывает выходное отверстие зоба, а при сокращении мускулатуры закрывает просвет этого органа. Стриндберг считал вероятным, что гребень пластинок служит для проталкивания частиц пищи в желудок. Но, судя по строению и положению гребневидного аппарата, очевидно, что его функция сводится к фильтрации и связанному с ней побочному механическому размельчению пищевой массы. Этот аппарат предотвращает попадание необработанных частиц пера из зоба в желудок, чему способствуют

комплексы щетинок, волосков или шипиков, окаймляющих складки выходного отверстия. Примером упрощенного типа заградительного вооружения является комплекс шиповидных отростков складок упомянутого отверстия у *Laemobothriidae*.

Как я мог проследить на серии препаратов, содержимое зоба у пухоедов *Trichodectidae* также претерпевает механо-химические изменения. В одних случаях оно состояло из эпидермальных частиц, в других случаях представляло собой разбухшую, рыхловатую или мелкозернистую или студневидную массу. При вскрытии зоба *Trichodectes caprae*, *T. ovis*, *T. canis* я неоднократно мог убедиться в том, что в этом органе имеется пищеварительный секрет, ибо при прокалывании из зоба нередко выступала густоватая, вязкая пищевая масса. Мне кажется, что именно под действием этого секрета и перистальтических движений зоба пища переводится в состояние, пригодное для дальнейшего пищеварения в средней кишке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопоставление строения пищеварительной системы и рода пищи разных групп пухоедов наглядно демонстрирует структурные особенности этой системы в связи с типом питания паразитов. Такие особенности касаются, главным образом, зоба, который различно модифицируется в соответствии с родом пищи. В каждом подотряде имеются группы пухоедов, приспособившихся к питанию кератином или коллагеном. При сравнении с пероядными, у питающихся эпидермисом мы находим более или менее выраженные изменения в форме зоба и распределении базальных шипов. Зоб *Gyropidae* менее ригидный, в связи с чем обособленность этого органа ступевана. У *Trichodectidae* зоб модифицирован таким образом, что конструктивно хорошо приспособлен для обработки пищевой массы, состоящей из эпидермальных фрагментов, и регуляции поступления ее в желудок, а шипы расположены продольными рядами по всей базальной части органа. Более глубокие изменения наблюдаются в отношении кровососущих *Amblycera*. Мы видим, что обособленность зоба у большинства этих пухоедов более или менее ступевана, и у *Ricinus nitidissimus* зоб, как явственное расширение передней кишки, и соеса желудка даже отсутствуют. Вместе с тем, если *Menacanthus gonophaeus*, как и *Tetraphthalmus titan*, сохраняет развитое хитиновое вооружение, то у других кровососущих видов *Menacanthus* оно развито слабо, а у видов *Ricinidae* отсутствует. Таким образом, вторичный переход некоторых пухоедов к питанию кровью сопровождается на данном этапе их эволюции изменением формы зоба (вплоть до исчезновения зоба как явственного расширения, сопровождаемого исчезновением соеса желудка), редукцией или отсутствием хитинового вооружения. Упомянутые случаи дают примеры как бы последовательных ступеней морфологического изменения пищеварительной системы в связи с изменением типа питания. Можно сказать, что строение этой системы у пухоедов *Ricinidae* морфологически наиболее приближается к строению ее увшей.

Как было упомянуто выше, общим отличительным признаком пищеварительной системы пухоедов является структура зоба в виде обособленного мешка. Возникновение такого приспособления было обусловлено, по всей вероятности, изменением рода пищи при переходе предков пухоедов к питанию кожными дериватами. Известно, что кератин и коллаген представляют собой протеины, очень стойкие в отношении большинства пищеварительных ферментов. В этой связи может быть понятно физиологи-

ческое значение образования обособленного зоба как необходимого органа для предварительной механо-химической обработки трудно расщепляемой пищи. Вместе с тем, такое строение зоба исключает возможность, с одной стороны, выхождения заглоченной пищи обратно в пищевод и, с другой, прохождения необработанных пищевых частиц в среднюю кишку, т. е. таким образом устраняется возможность механического ее повреждения. Наличие заградительного хитинового вооружения доказывает, насколько важно предотвращение попадания в желудок необработанной пищи. Можно думать, что исторически развитие обособленного зоба в качестве специального приспособления, связанного с питанием пухоедов кожными дериватами, шло, очевидно, по двум направлениям — как продольное расширение передней кишки, что мы наблюдаем у современных *Amblycera*, по комплексу признаков более примитивной ветви, и как поперечное ее расширение у более специализированной ветви *Ischnocera*. В ходе эволюции кормовая специализация групп внутри каждой ветви повела к известной модификации органа, сохранившего однако, как правило, общий план строения. Среди пероядных *Amblycera* структура зоба по признаку вооружения более примитивная у *Laemobothriidae*. Вторичное упрощение строения зоба в связи с изменением диеты, наблюдающееся среди кровососущих птичьих *Amblycera*, наиболее выражено у *Ricinidae*.

ВЫВОДЫ

В современном представлении о строении пищеварительной системы и питании пухоедов могут быть внесены следующие изменения и дополнения:

1. В подотряде *Amblycera* зоб обычно представляет собой обособленное продольное расширение передней кишки. Хитиновое вооружение в разных группах развито неодинаково и отсутствует у *Ricinidae*.

2. В подотряде *Ischnocera* зоб *Trichodectidae* по плану строения не отличается от зоба *Philopteridae*, а только своеобразно модифицирован. Зобные базальные шипы имеются в обоих семействах.

3. Слюнные железы — с прилежащими тяжами клеток у *Amblycera* и с прилежащими гроздьями или цепочками клеток у *Ischnocera*.

4. Пищеварительная система личинок и взрослых пухоедов морфологически сходна.

5. Структурные особенности пищеварительной системы характерны для крупных систематических категорий — подотрядов и (большинства) семейств.

6. Птичьи *Ischnocera* и многие *Amblycera* (многие *Menoponidae*, *Laemobothriidae*) нормально питаются пером. Кровь и кожные частицы относятся к регулярной пище *Ricinidae*, ряда видов *Menacanthus* и *Tetraphthalmus titan* (во время пребывания в подглоточном мешке хозяина). Из пухоедов млекопитающих *Gyropidae* и *Trichodectidae* нормально питаются эпидермисом (и выделениями кожи). Питание пухоедов тесно связано с их образом жизни.

7. Зоб различно модифицируется в соответствии с родом пищи.

8. Исторически возникновение обособленного зоба обусловлено по всей вероятности изменением рода пищи при переходе предков пухоедов к питанию кожными дериватами.

ЛИТЕРАТУРА

- Благовещенский Д. И. 1931. Канатомии власоеда морской свинки *Gyropus ovalis* N. Паразит. сб., II : 181—228.
- Благовещенский Д. И. 1949. *Mallophaga* с птиц Барабинских озер (II). Паразит. сб., XII (в печати).
- Мончадский А. С. 1940. К познанию личинок комаров (*Diptera, Culicidae*). Паразит. сб., VII : 142—170.
- Мончадский А. С. 1945. О механизме пищеварения у личинок *Chaoborus* (*Diptera, Culicidae*). Зоол. журн. XXIV, 2: 90—98.
- Chong Ling-Ting. 1941. Recherches anatomiques sur les Mallophages. Langres.
- Cummings B. F. 1913. On some nondescript Anoplura and Mallophaga. Bull. Ent. Res., IV : 35—45.
- Cummings B. F. 1913. Note on the Crop in the Mallophaga and on the Arrangement and Systematic Value of the Crop-Teeth. Ann. a. Mag. Nat. Hist., XII, 69 : 266—270.
- Cummings B. F. 1913. On some Points in the Anatomy of the Mouthparts of the Mallophaga. Proc. Zool. Soc., London, I : 128—141.
- Cummings B. F. 1916. Studies on the Anoplura and Mallophaga, being a Report upon a Collection from the Mammals and Birds in the Society's Gardens. Part. I. Proc. Zool. Soc. London, I : 253—295; Part II, ibid., II : 643—693.
- Eichler W. 1937. Einige Bemerkungen zur Ernährung und Eiablage der Mallophagen. Sitz. Ges. nat. Freunde, 16: 80—111.
- Eichler W. 1939. Trimenopon jenningsi Kellogg & Paine, ein Haarling des Meer-schweinchens, auch für Deutschland nachgewiesen. Ztschr. Hyg., Zool. u. Schädlingsbek. : 149—153.
- Eidmann H. 1924. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Kaugmagens von *Periplaneta orientalis* L. Ztschr. f. wiss. Zool., 122 : 281—307.
- Giebel C. G. 1874. Insecta Epizoa, Leipzig.
- Grosse F. 1885. Beiträge zur Kenntnis der Mallophagen. Ztschr. f. wiss. Zool., 42: 530—558.
- Harrison L. 1916. A preliminary account of the structure of the mouth-parts in the body-louse. Cambridge. Proc. Philos. Soc., XVIII : 207—226.
- Kéler S. 1938. Zur Geschichte der Mallophagenforschung. Professor Dr. Christian Ludwig Nitzsch zum 100 jährigen Sterbetage gewidmet. Ztschr. f. Parasitenkunde, 10 : 31—66.
- Kellogg V. L. 1896. New Mallophaga, I. Proc. Calif. Acad. Sci., VI.
- Kramer P. 1869. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gattung *Philopterus* (Nitzsch). Ztschr. f. wiss. Zool., 19 : 452—468.
- Nitzsch Chr. L. 1818. Die Familien und Gattungen der Thierinsecten (insecta epizoa); als Prodomus einer Naturgeschichte derselben. Mag. d. Entomologie, 3 : 261—316.
- Nitzsch Chr. L. 1821. Ueber die Eingeweide der Bücherlaus (*Psocus pulsatorius*) und über das Verfahren bei der Zergliederung sehr kleiner Insecten. Mag. d. Entomologie, 4 : 276—290.
- Noland R. Ch. 1924. The Anatomy of *Troctes divinatorius* Muell. Wisc. Acad. Sci., Arts and Letters, XXI : 195—211.
- Nuttall G. H. F. and Keilin D. 1921. On the Nephrocytes of *Pediculus humanus*. Parasitology, XIII : 184—192.
- Rudow F. 1870. Beobachtungen über die Lebensweise und den Bau der Mallophagen oder Pelzfresser, sowie Beschreibung neuer Arten. Ztschr. f. d. ges. Naturwiss., N. F., I : 272—302.
- Snodgrass R. S. 1899. The Anatomy of the Mallophaga. New Mallophaga III. Occas. Papers Cal. Acad., Sci., VI : 145—224.
- Strindberg H. 1916. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Mallophagen. Ztschr. f. wiss. Zool., 115 : 382—459.
- Strindberg H. 1918. Typstudien über die Geschlechtsorgane einiger Mallophagen-gattungen. Ztschr. f. wiss. Zool., 117 : 591—653.
- Waterston J. 1926. On the crop contents of certain Mallophaga. Proc. Zool. Soc. London, IV : 1017—1020.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ I—VII

Т а б л и ц а I.

Фиг. 1. Пищеварительный канал самца *Trinoton querquedulae* (с *Anas acuta*); мальпигиевы сосуды целиком не показаны. Фиг. 2. Зоб самца *T. querquedulae*, вид сверху. Фиг. 3. Задний конец зоба самца *T. querquedulae*, вид почти сбоку. Фиг. 4. Зоб самца *T. querquedulae*, вид снизу. Фиг. 5. Пищеварительный канал самки *Laemobothrion circi* (с *Gyps f. fulvus*); мальпигиевы сосуды целиком не показаны. Фиг. 6. Зоб самки *Menopon gallinae*, вид сверху; просвечивают частицы пера. Фиг. 7. Пищеварительный канал самки *Menacanthus cornutus*.

Фиг. 2—4, 6 и 7, 7 исполнены, соответственно, в одном масштабе.

Т а б л и ц а II.

Фиг. 1. Пищеварительный канал самки *Gyropus ovalis*. Фиг. 2. Передняя часть зоба самки *G. ovalis*. Фиг. 3. Зоб самки *G. ovalis*, вид сбоку. Фиг. 4. Зоб самки *G. ovalis* в наполненном состоянии. Фиг. 5. Зоб самца *Ricinus frenatus* в наполненном состоянии. Фиг. 6. Пищеварительный канал самки *R. nitidissimus*. Фиг. 7. Зоб самки *Ricinus tugarinovi* во вздутом состоянии. Фиг. 8. Зоб самки *R. dolichocephalus* в наполненном состоянии. Фиг. 9. Зоб самца *Menacanthus mutabilis* в наполненном состоянии.

Фиг. 2—5, 7—9 — в одном масштабе.

Т а б л и ц а III.

Фиг. 1. Пищеварительный канал самки *Phlopterus semisignatus*. Фиг. 2. Пищеварительный канал самки *Trichodectes caprae*. Фиг. 3. Зоб самки *T. melis* (обработанный едким кали препарат). Фиг. 4—6. Зоб самок *T. caprae*.

Фиг. 3—6 — в одном масштабе.

Т а б л и ц а IV.

Фиг. 1—3. Зоб самок *T. caprae*. Фиг. 4. Зоб самки *T. ovis*. Фиг. 5. Пищеварительный канал самки *Haematopinus tuberculatus*. Фиг. 6. Пищеварительный канал самки *Linognathus stenopsis*. Фиг. 7. Пищеварительный канал самки *Troctes divinatorius*; мальпигиевы сосуды целиком не показаны.

Фиг. 1—4, 7 и фиг. 5, 6 выполнены, соответственно, в одном масштабе.

Т а б л и ц а V.

Фиг. 1. Гребень хитиновых пластинок самца *Tetropthalmus titan*. Фиг. 2. Задний конец зоба самца *T. titan*, вид сбоку; просвечивает хитиновое вооружение (обработанный едким кали препарат). Фиг. 3. Вскрытый задний конец зоба самца *T. titan*, вид сверху; хитиновое вооружение, часть пластинок повреждена для показания скоплений волосков (обработанный едким кали препарат). Фиг. 4. Задний конец зоба самца *Trinoton querquedulae* (с *Anas acuta*), вид сбоку; просвечивает хитиновое

вооружение (обработанный едким кали препарат). Фиг. 5. Вскрытый задний конец зоба самки *T. querquedulae*, вид сверху; хитиновое вооружение (обработанный едким кали препарат). Фиг. 6. Вскрытый задний конец зоба самки *Laemobothrion circi* (с *Buteo r. rufinus*), вид сверху; хитиновое вооружение (обработанный едким кали препарат). Фиг. 7. Вскрытый задний конец зоба самки *Actornithophilus patellatus*; хитиновое вооружение (обработанный едким кали препарат). Фиг. 8. Задний конец зоба самца *Menacanthus cornicis*; просвечивает хитиновое вооружение.

Фиг. 1—5, 7 — в одном масштабе.

Т а б л и ц а VI.

Фиг. 1. Хитиновые пластинки *Trinoton querquedulae*. Фиг. 2. Хитиновые пластинки *Tetropthalmus titan*. Фиг. 3. Хитиновые пластинки *Eomenacanthus stramineus* (с *Meleagris gallopavo*). Фиг. 4. Хитиновые пластинки *Menopon pyrocae*. Фиг. 5. Хитиновые пластинки *M. gallinae*. Фиг. 6. Шиповидные отростки *Laemobothrion circi* (с *Buteo r. rufinus*). Фиг. 7. Хитиновое вооружение *Menacanthus mutabilis* (обработанный едким кали препарат). Фиг. 8. Зоб самки *Phlopterus ocellatus*; пунктирной линией обозначен участок расположения базальных шипов. Фиг. 9. Базальные шипы *Ph. ocellatus*. Фиг. 10. Базальные шипы *Ornithobius* sp. Фиг. 11. Зоб самки *Trichodectes melis*; пунктирной линией ограничена часть, несущая базальные шипы. Фиг. 12. Базальные шипы *T. melis*.

Фиг. 1—7, 9, 10, 12 и фиг. 8, 11 выполнены, соответственно, в одном масштабе.

Т а б л и ц а VII.

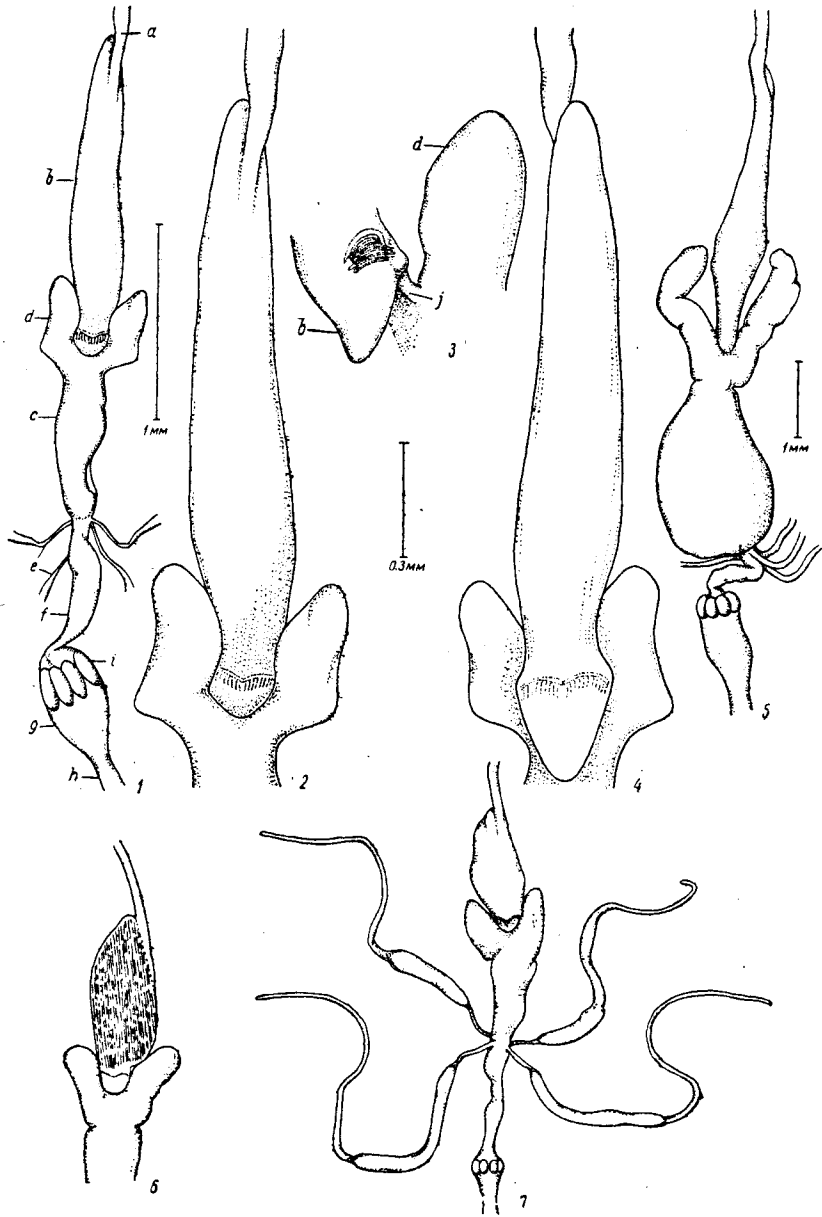
Фиг. 1. Слюнные железы и прилежащий тяж клеток *Menopon gallinae*. Фиг. 2. Слюнные железы и прилежащий тяж клеток *Ricinus nitidissimus*. Фиг. 3. Часть прилежащего тяжа клеток *R. nitidissimus*. Фиг. 4. Слюнные железы *Ricinus tugarinovi*. Фиг. 5. Слюнная железа *Laemobothrion* (с *Gypogeryon serpentarius*, по Grosse). Фиг. 6. Слюнные железы и прилежащий тяж клеток *Gyropus ovalis*. Фиг. 7. Слюнные железы и прилежащая группа клеток *Gallipeurus heterographus*. Фиг. 8, 9. Прилежащие группы клеток одной самки *G. heterographus*. Фиг. 10, 12. Прилежащие группы клеток одной самки *Goniodes dispar*. Фиг. 11. Прилежащая группа клеток *Phlopterus ocellatus*. Фиг. 13. Слюнные железы и прилежащая группа клеток *Trichodectes caprae*.

Фиг. 1, 3, 4, 7—12 и фиг. 6, 13 выполнены, соответственно, в одном масштабе.

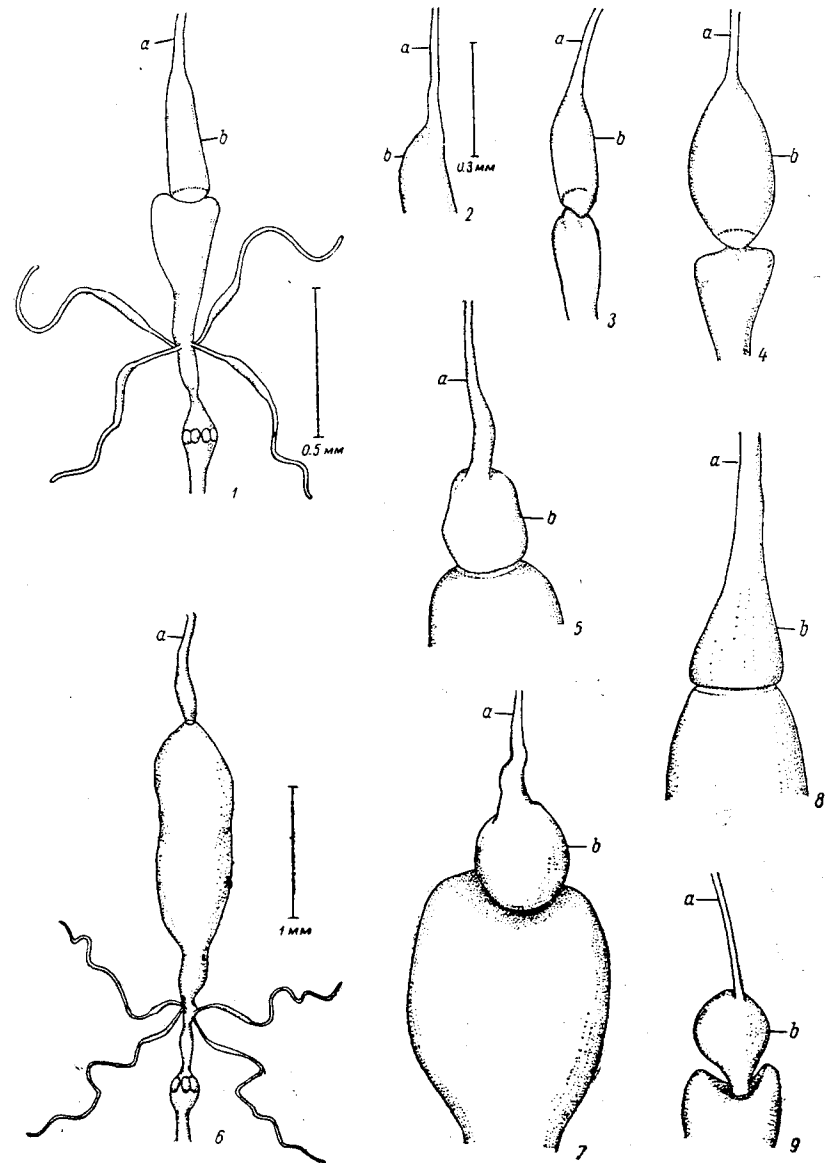
УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ ОРГАНОВ И ИХ ЧАСТЕЙ

a — пищевод	k — дистальная часть зоба
b — зоб	l — базальная часть зоба
c — желудок	m — преджелудок
d — соеса	n — наружная слюнная железа
e — мальпигиевы сосуды	o — внутренняя слюнная железа
f — тонкая кишка	p — прилежащий тяж клеток
g — ректальный пузырь	q — прилежащая группа клеток
h — прямая кишка	r — протоки слюнных желез
i — ректальные железы	s — нить (? нерв) тяжа клеток
j — подзобная часть передней кишки	

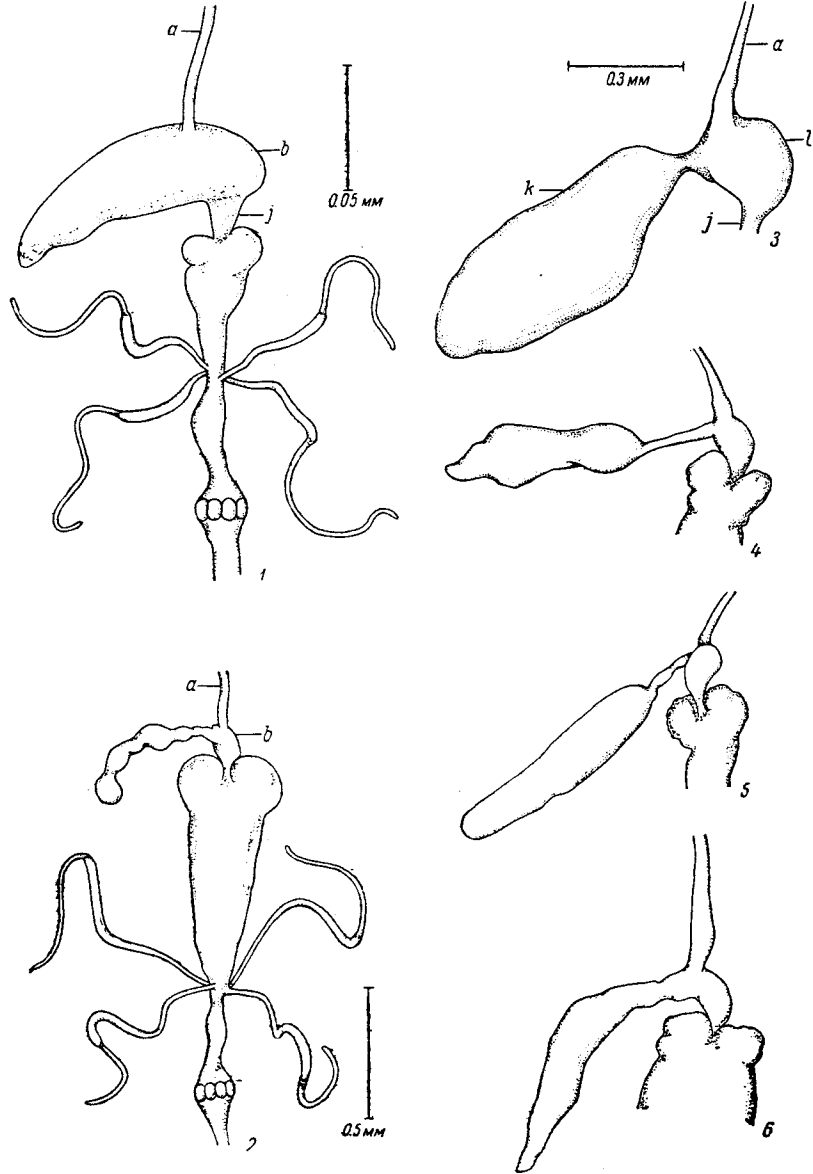
Д. И. Благовещенский. Строение пищеварительной системы пухоедов
Таблица I



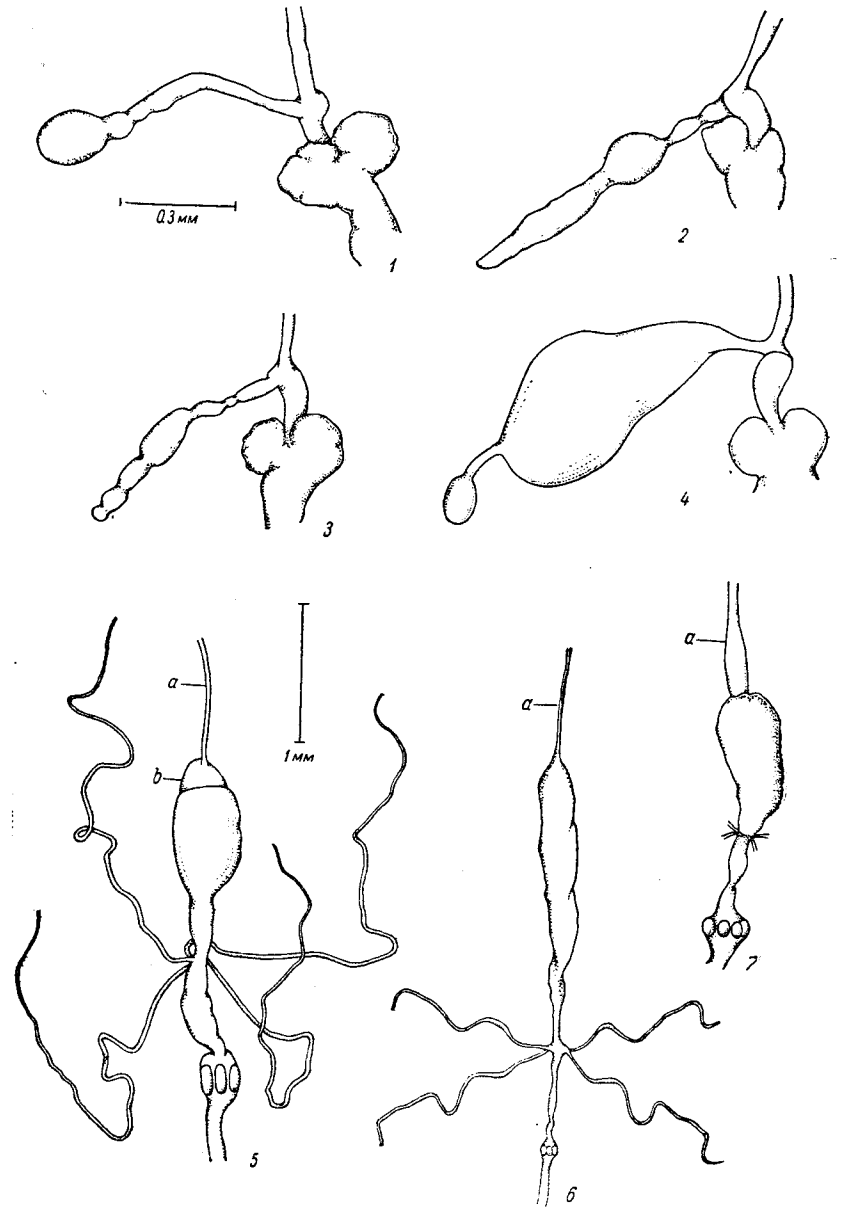
Д. И. Благовещенский. Строение пищеварительной системы пухоедов
Таблица II



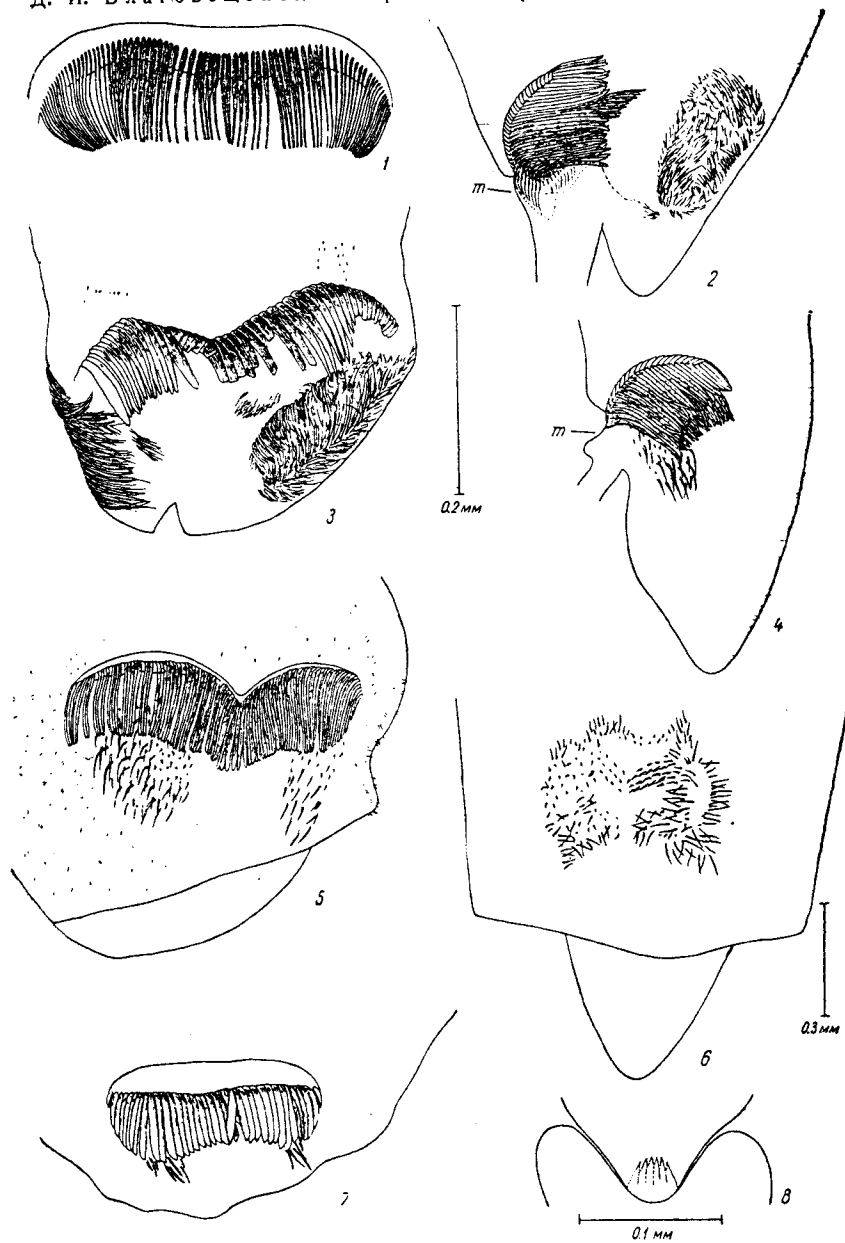
Д. И. Благовещенский. Строение пищеварительной системы пухоедов
Таблица III



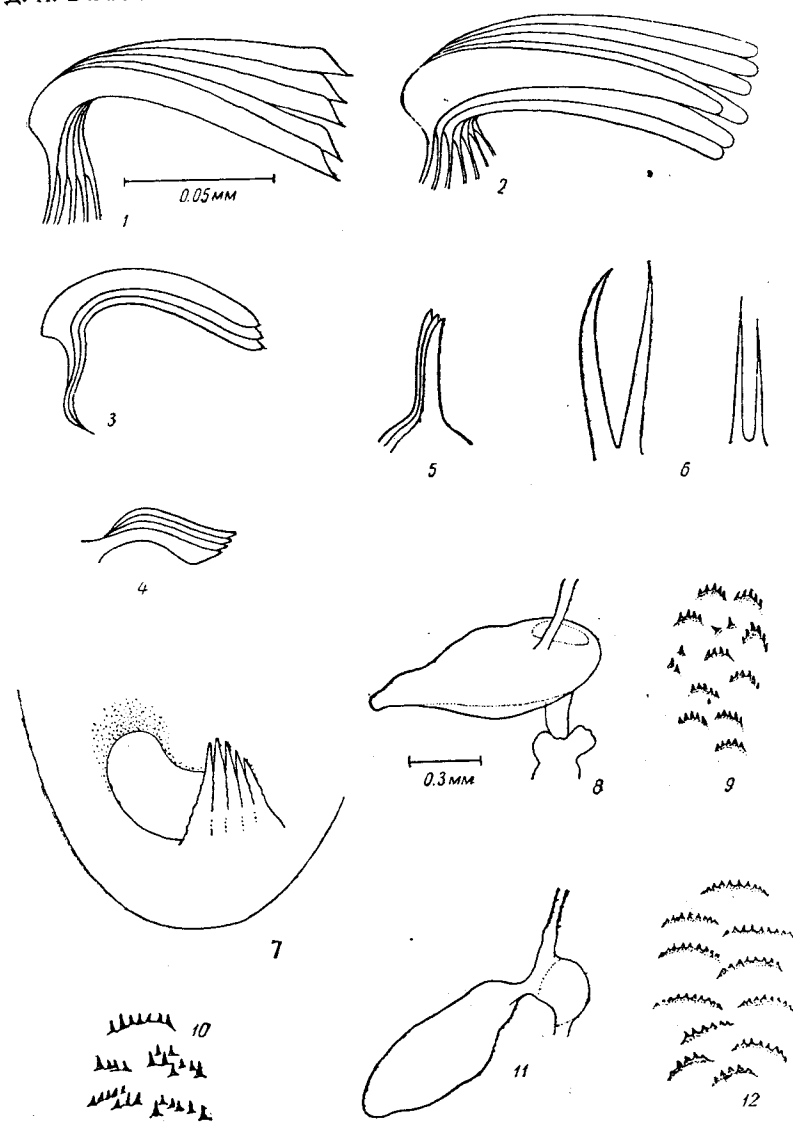
Д. И. Благовещенский. Строение пищеварительной системы пухоедов
Таблица IV

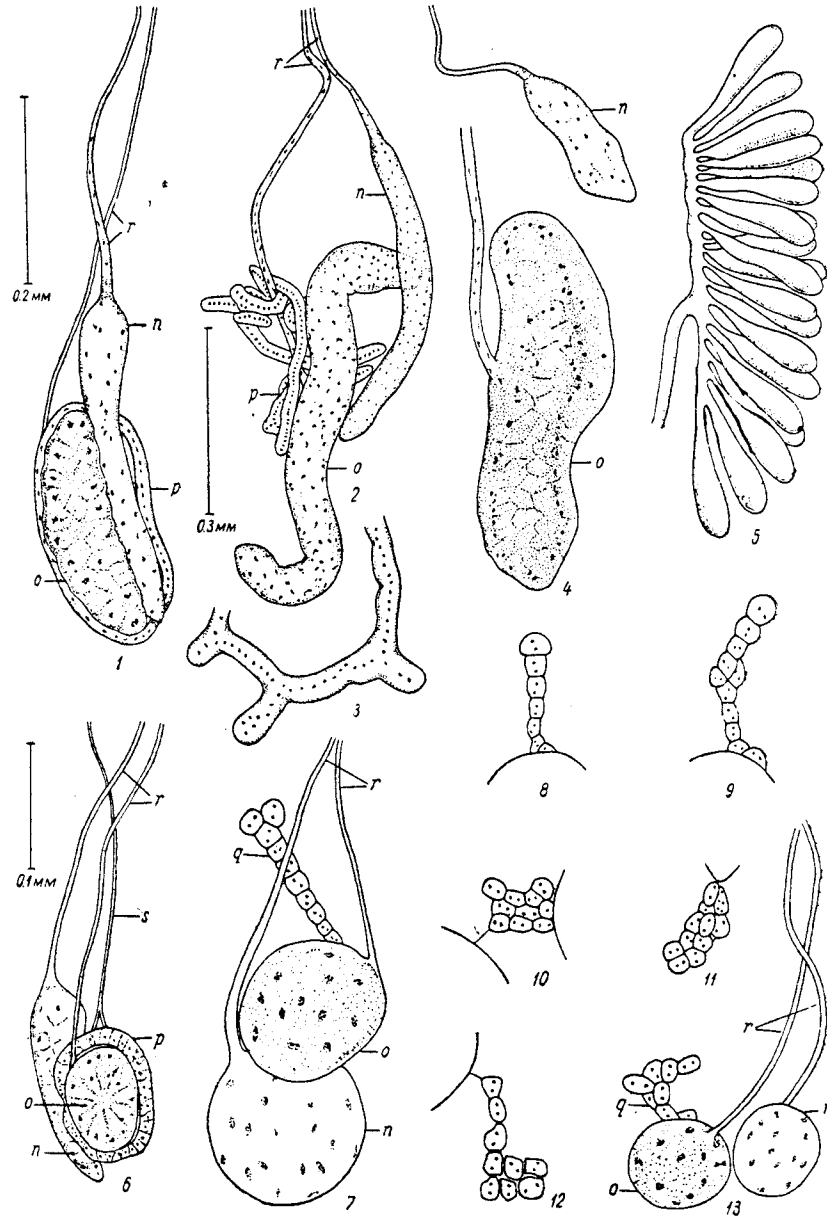


Д. И. Благовещенский. Строение пищеварительной системы пухоедов
Таблица V



Д. И. Благовещенский. Строение пищеварительной системы пухоедов
Таблица VI





А. С. МОНЧАДСКИЙ

НЕКОТОРЫЕ ЛИЧИНКИ FINLAYA (DIPTERA, CULICIDAE) ИЗ
 ДУПЕЛ ДЕРЕВЬЕВ

Отдел паразитологии Зоологического института Академии Наук СССР.
 Директор — акад. Е. Н. Павловский

1. *AÈDES (FINLAYA) ALECTOROVI* STACK.

Покойный А. А. Алекторов в своей последней работе (1931) писал, что им, а позднее А. В. Вазингер-Алекторовой и А. В. Вазингер, были найдены в дуплах вяза в районе «27-го километра» (Владивостокский район Приморской области ДВК) совместно с личинками *Megarhinus* sp. и *A. (St.) galloisi* Jap., личинки *Finlaya* sp., из которых им были выведены взрослые комары. Он приводит краткое описание взрослых и личинок под именем *Aedes (Finlaya) sp.* К сожалению, вследствие безвременной кончины автора и утраты его материалов, точнее выяснить систематическое положение этого вида, при краткости оригинального описания, было невозможно. Летом 1937 г. мне удалось собрать большой материал по этому виду (личинки, куколки и взрослые комары), позволяющий в значительной мере дополнить и уточнить описание Алекторова и установить самостоятельность этого вида. В 1939 и 1940 гг. этот вид был обнаружен еще в нескольких точках Приморской и Уссурийской областей ДВК. В память покойного А. А. Алекторова — первого серьезного исследователя комаров Дальнего Востока — этот вид назван описавшим его по взрослой фазе А. А. Штапельбергом (1943) «*A. (F.) alectorovi*».

Личинка IV стадии с непрозрачным телом светлого желто-коричневатого цвета с более темной желто-коричневой головой и темно-коричневым, почти черным сифоном. Размеры чрезвычайно сильно варьируют, в зависимости от величины дупла и его населенности, от средних до очень малых размеров.

Голова (фиг. 1) почти округлой формы — наибольшая ширина между сложными глазами лишь немного превышает (в среднем 1.1) длину. Наружные фронтальные волоски из 5—8 (редко — 4, среднее — 6) вторично перистых ветвей, лежат по бокам фронтального склерита, заметно позади основания антенн. Приблизительно на одной линии с ними помещаются простые и гладкие средние фронтальные волоски, отличающиеся своей значительной длиной — около 1.25 длины головы. Внутренние фронтальные лежат немного кзади и кнутри от средних, из 3—5 (среднее — 4) вдвое более коротких вторично перистых ветвей. Задние клипеальные волоски помещаются впереди средних, сильнее сближены, чем внутренние фронтальные; они состоят из 8—12 (чаще 10—12) коротких ветвей, отходящих от